

融安黄竹小穗和小花的形态发育

^{1,2,3}唐赛春 ¹夏念和* ¹林汝顺

¹(中国科学院华南植物园 广州 510650)

²(广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所 桂林 541006)

³(中国科学院研究生院 北京 100039)

Morphological development of the spikelet and the
floret in *Dendrocalamus ronganensis*
(Gramineae: Bambusoideae)

^{1,2,3}TANG Sai-Chun ¹XIA Nian-He * ¹LIN Ru-Shun

¹(South China Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

²(Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and the Chinese Academy of Sciences, Guilin 541006, China)

³(Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

Abstract Morphological development of the spikelet and the floret in *Dendrocalamus ronganensis* has been studied for the first time under scanning electron microscope (SEM). The developmental sequence of spikelet is: spikelet primordium→primordium of the first glume→primordium of the second glume→primordium of the first lemma→primordium of the first floret→primordium of the second lemma→primordium of the second floret. The spikelet is a pseudospikelet consisting of two glumes and 1–2 florets. The developmental sequence of floret is: primordium of palea→primordia of stamens→primordium of pistil. The palea originates from two distinct protuberances in its early development, and the two parts gradually unite in late stage of development. The palea has been confirmed to be of a double origin. The primordia of stamens initiate nearly in two whorls. The central part of the floret primordium changes directly into gynoeceium. The development of lodicules cannot be observed in the whole process. The floret, consisting of stamens and pistil subtended by lemma and palea, is quite reduced because of the absence of the perianth. The evolution of the spikelet and the floret in the Bambusoideae is discussed based on the comparison of the morphological development of the spikelet and the floret in *Dendrocalamus* with that in its closely related genera.

Key words Bambusoideae, *Dendrocalamus ronganensis*, development, evolution, spikelet, floret.

摘要 运用扫描电镜对融安黄竹*Dendrocalamus ronganensis*的小穗和小花的发生发育及形态结构进行了研究。其小穗的发育过程是：小穗原基→第一颖片原基→第二颖片原基→第一朵小花的外稃原基→第一朵小花原基→第二朵小花的外稃原基→第二朵小花原基。小穗为由2个颖片和1–2朵小花组成的假小穗。其小花发育的过程是：内稃原基→雄蕊原基→雌蕊原基。内稃在发生上由彼此独立的两个突起形成，随着发育逐渐愈合。观察结果支持内稃是双起源的说法。雄蕊原基近两轮发生。雌蕊原基由小花原基的中央部分直接发育而成。在小花的发育过程中，未观察到鳞被原基的发生。该种的小花是无

2004-12-20 收稿, 2005-07-11 收修改稿。
基金项目：国家自然科学基金项目(39670064); 中国科学院华南植物园创新基金资助(Supported by the National Natural Science Foundation of China, Grant No. 39670064, and South China Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences).
* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: nhxia@scbg.ac.cn).

花被的, 结构较为简化, 为外稃和内稃包裹的雄蕊和雌蕊组成的结构。与近缘类群做比较, 探讨了小穗和小花在竹亚科中的演化。

关键词 竹亚科; 融安黄竹; 发育; 演化; 小穗; 小花

在竹亚科Bambusoideae中, 花序类型(续次发生、一次发生)、小穗类型(真小穗、假小穗)、小花结构(具鳞片被否、小花数目、雄蕊数目等)以及果实类型是分属最重要的性状。然而在整个禾本科Gramineae中, 小穗和小花的解释一直都是颇具争议的话题。Arber (1934)、Pilger(1939)和Clifford(1986)等学者评论了禾本科小穗的形态学。其中, 有关竹亚科的研究仅有少数资料报道(McClure, 1934, 1966; Holttum, 1958; Soderstrom & Londoñ, 1988; Stapleton, 1997; Clark, 1998)。而有关小花的解释, 主要是外稃、内稃、鳞被是否是花被成分的问题, 也有不同看法(Jussieu, 1789; Schuster, 1910; Percival, 1921; Arber, 1934; Pilger, 1939; Bonnett, 1953; Barnard, 1957; Troll, 1957; Emberger, 1960; Clifford, 1961; Surkov, 1961; Daniel & Shah, 1971; Maze et al., 1971; Petrova & Tsvelev, 1974), 再就是雄蕊是否成轮的争论(Arber, 1934; Weir & Dale, 1960; Surkov, 1961)。但是, 这些资料大多数集中在小穗和小花的成熟结构的观察上, 有关发生发育方面的研究比较缺乏, 对极少开花的竹亚科植物的研究更为鲜见。形态的发生和发育对成熟结构的理解和解释具有重要的支持作用。本文报道了融安黄竹*Dendrocalamus ronganensis* Q. H. Dai & D. Y. Huang小穗和小花的发生发育及形态结构, 并与禾本科内具小穗发育资料的类群进行了比较。由于在同一年内采到了相近类群箬竹属*Bambusa* Schreb.的花眉竹*B. longispiculata* Gamble ex Brandis和巨竹属*Gigantochloa* Kurz ex Munro的花巨竹*G. pseudoarundinacea* (Steud.) Widjaja的小穗材料, 故将它们进行比较, 探讨小穗和小花的形态结构及演化, 为竹亚科内的系统演化及分类补充生殖结构方面的证据。

1 材料和方法

实验材料于2002年9月采自广州中国科学院华南植物园栽培的引自广西融安的融安黄竹。凭证标本(唐赛春T002)保存于中国科学院华南植物园标本馆(IBSC)。

在竹园观察成熟小穗和小花的形态结构, 并采集有代表性的小穗作为主要观察和研究对象。采集不同发育时期的小穗, 用FAA固定。在解剖镜下剥离出不同发育时期的花芽材料, 经乙醇-乙酸异戊酯系列脱水, CO₂临界点干燥, 粘台, 喷金镀膜, 在JSM-5910扫描电镜下观察和照相。

2 观察结果

2.1 成熟小穗和小花的形态结构

小穗微扁, 深紫色, 含小花1-2朵, 下部的小花常不形成成熟的果实。多枚小穗簇生于花枝各节, 为先出叶所包。颖片2, 边缘密生纤毛, 先端渐尖, 第一颖长约8 mm, 第二颖长约6 mm。外稃宽卵形, 长6 mm, 背面深紫色, 质地较厚, 较硬, 边缘生纤毛, 先端具

尖头。内稃膜质, 较薄, 长约6 mm, 背部具2脊, 脊上生纤毛, 先端钝。鳞被未见。雄蕊6, 花药黄色, 先端具尖头, 尖头上具疏毛。子房细长卵形, 上半部生毛, 花柱较长, 全体被毛, 柱头1。果实坚果状颖果, 广卵形, 基部圆, 深紫色, 腹沟不明显, 长1 cm, 胚明显, 花柱及柱头宿存, 成熟时为外稃和内稃所包, 内稃质地变厚。

2.2 小穗的形态发育

小穗原基始发于花之各节, 为先出叶所包(图1)。然后两个颖片原基突起, 突起的基部向左右扩展, 包裹小穗原基基部(图2)。外稃原基接着突起, 发生方式与颖片原基相同, 基部包着小穗原基(图3); 随着小穗原基继续生长, 在第一外稃原基的腋内, 产生突起, 发育为第一朵小花原基; 当第一朵小花原基刚出现的时候, 小穗原基在与它相对的方向, 向上分化出第二朵小花的外稃原基; 之后, 在第二朵小花的外稃原基的腋内, 逐渐分化出突起, 发育为第二朵小花原基, 此时小穗生长锥的顶端依然明显(图4, 5)。随着第二朵小花原基逐渐发育, 小穗原基的顶端停止生长, 逐渐退化为残余, 保留在第二朵小花的旁边(图6, 8, 9)。成熟的小穗含小花2朵(图12)。

2.3 小花的形态发育

小花原基的进一步发展就是小花的形成。当小花发育时, 内稃原基首先发生, 内稃原基发生时是彼此独立的两个突起(图6)。之后, 雄蕊原基以近两轮的方式发生(图7, 8)。最后, 小花原基中央剩余的部分发育为雌蕊原基(图9, 10)。在小花发育的过程中, 内稃原基的两个突起逐渐愈合(图8-10)。雄蕊原基和雌蕊原基继续发育为雄蕊和雌蕊(图11, 12)。成熟的小花具6个雄蕊和1个雌蕊。在小花发育的整个过程中未观察到鳞被的形成。

3 讨论

3.1 小穗的发育及演化

McClure(1934, 1966)根据小穗基部颖片腋内有无芽存在把竹子的小穗分成两种类型: 真小穗和假小穗。这一观点至今仍被广为接受。Stapleton(1997)认为竹子的小穗应该解释为一个花序和一个近基部的抑制区(空颖片和具苞片)。Clark(1998)再次评论了竹子的花序, 认为小穗具有一系列重叠二列排列的苞片, 有的苞片腋内生小花, 可看作是一个简单、具苞片的多顶枝穗状花序。综合上述学者的观点, 融安黄竹的小穗为由2个颖片和1-2朵小花组成的假小穗。

小穗的发育过程是: 小穗原基→第一颖片原基→第二颖片原基→第一朵小花的外稃原基→第一朵小花原基→第二朵小花的外稃原基→第二朵小花原基。小穗原基发生于花枝各节, 为先出叶所包。颖片和外稃的区别仅仅在于颖片腋内具芽或不具芽, 外稃腋内具小花。与禾本科内具有花序形态发育资料报道的种类相比较, 融安黄竹小穗的发育过程与稷*Panicum miliaceum* L.小穗发育的过程(金芝兰, 1958)大致相同, 而与粟*Setaria italica* (L.) Beauv.的小穗分化的顺序外颖→内颖→第一花原基→第二花原基→第一外稃→第二外稃(朱澍, 王伏雄, 1953)不同。在融安黄竹中, 外稃的发生早于小花原基的发生。与玉米草*Zea nicaraguensis* Iltis & Benz的小穗的发育顺序外颖→内颖→顶生小花→下部的小花(Orr & Sundberg, 2004)也不同。融安黄竹是下部的小花先发育, 上部的小花后发育, 还

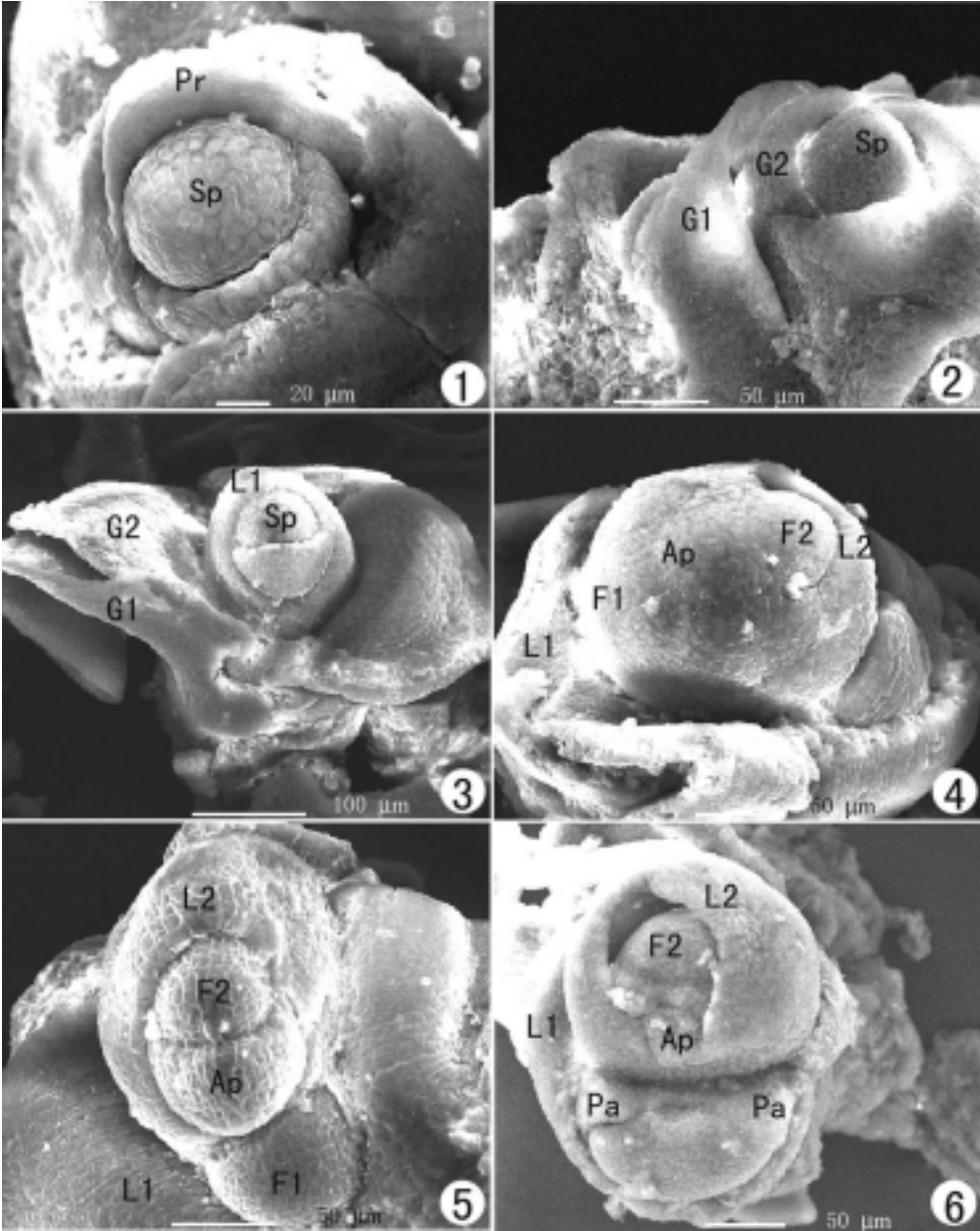


图1-6 融安黄竹小穗和小花的形态发育 1. 小穗原基发生。2. 颖片原基发生。3. 第一朵小花外稃原基发生。4, 5. 第一朵小花原基、第二朵小花外稃原基及第二朵小花原基发生。6. 第一朵小花内稃原基发生; 另外, 小穗顶端停止生长, 退化为残余(在图8、9中也能观察到)。

Ap, 小穗顶端; F1, 第一朵小花原基; F2, 第二朵小花原基; G1, 第一颖片原基; G2, 第二颖片原基; L1, 第一朵小花外稃原基; L2, 第二朵小花外稃原基; Pa, 内稃原基; Pr, 先出叶原基; Sp, 小穗原基。

Figs. 1-6. Morphological development of spikelet and floret in *Dendrocalamus roganensis*. 1. Initiation of spikelet primordium. 2. Initiation of glume primordia. 3. Initiation of lemma primordium of floret 1. 4, 5. Initiation of primordia of floret 1, lemma of floret 2 and floret 2. 6. Initiation of palea primordium of floret 1. The apex of spikelet stopping growing and becoming into residual (this also being observed in Figs. 8, 9).

Ap, the apex of spikelet; F1, primordium of floret 1; F2, primordium of floret 2; G1, primordium of glume 1; G2, primordium of glume 2; L1, lemma primordium of floret 1; L2, lemma primordium of floret 2; Pa, palea primordium; Pr, prophyll primordium; Sp, spikelet primordium.

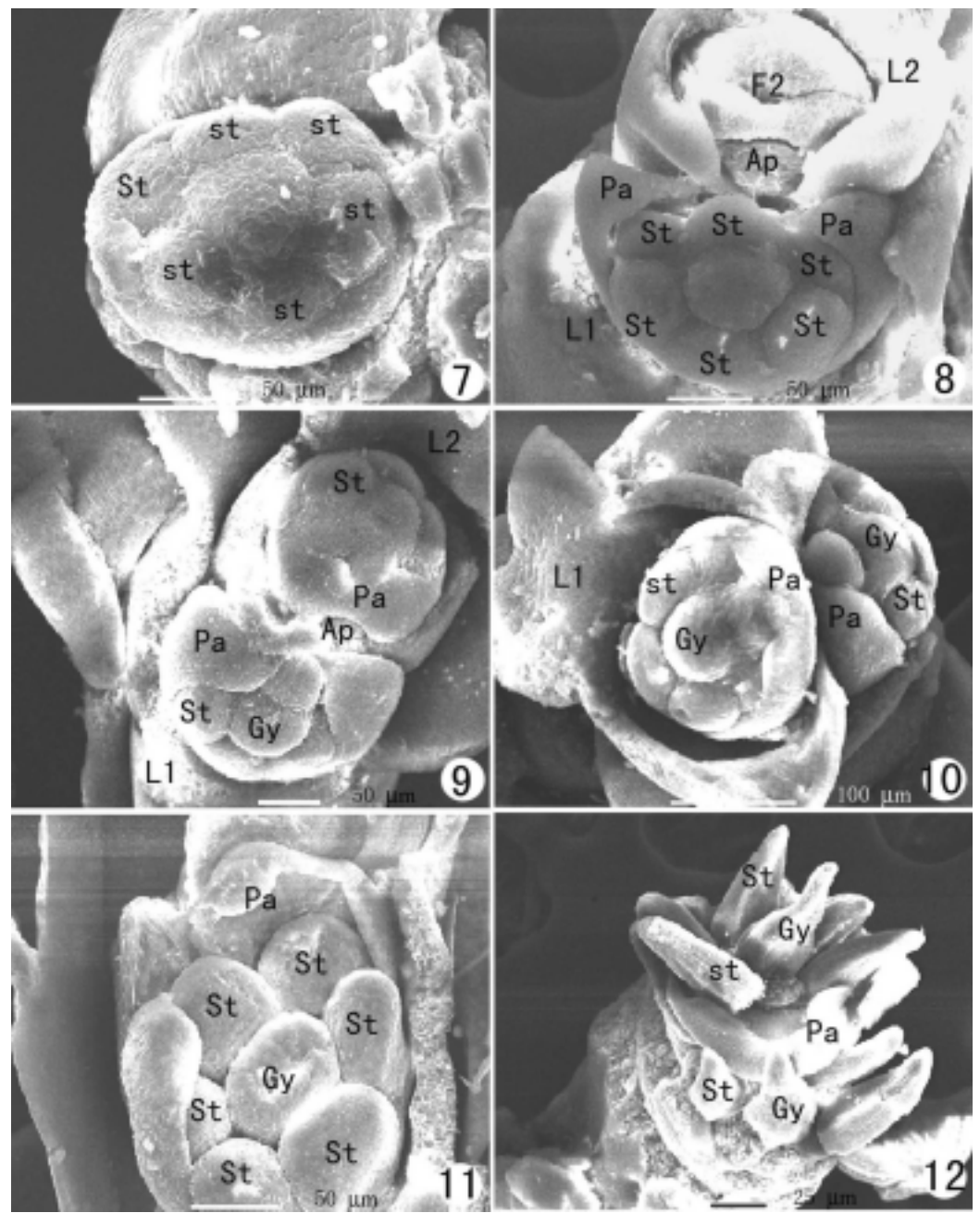


图7-12 融安黄竹小穗和小花的形态发育 7,8. 雄蕊原基以两轮的形式近同时发生。9,10. 雌蕊原基发生。11,12. 雄蕊原基和雌蕊原基继续发育为雄蕊和雌蕊；成熟小穗含2朵小花，小花具6个雄蕊和1个雌蕊。

Ap, 小穗顶端；F2, 第二朵小花原基；Gy, 雌蕊原基；L1, 第一朵小花外稃原基；L2, 第二朵小花外稃原基；Pa, 内稃原基；St, 雄蕊原基。

Figs. 7-12. Morphological development of spikelet and floret in *Dendrocalamus ronganensis*. 7,8. Initiation of stamen primordia in nearly two whorls. 9,10. Initiation of pistil primordium. 11,12. primordia of stamens and pistil continuing to develop into stamens and pistil. A spikelet with 2 florets; a floret with six stamens and one pistil.

Ap, the apex of spikelet; F2, primordium of floret 2; Gy, pistil primordium; L1, lemma primordium of floret 1; L2, lemma primordium of floret 2; Pa, palea primordium; St, stamen primordium.

有小穗生长锥在分化出第二朵小花原基后,其顶端停止生长,逐渐退化为残余,保留在该小花原基的旁边。

在竹亚科内,箬竹属和牡竹属是亲缘关系较近的类群。箬竹属花眉竹的小穗为由腋内分别具芽的2个颖片和8-10朵小花组成的假小穗。巨竹属花巨竹的小穗为由2个颖片和2-4朵小花组成的假小穗。虽然它们都是假小穗,但是小穗的形态结构却有较大区别。首先,花眉竹的小穗在形成8-10朵小花后顶端依然保持球形的分生组织,说明花眉竹的小穗轴是一无限生长的轴。花巨竹的小穗和融安黄竹的小穗在形成最后一朵小花后,其顶端停止生长,逐渐退化为残余,故小穗轴是有限生长的轴。其次,花眉竹小穗轴的节间比融安黄竹和花巨竹小穗轴的节间要长得多,后两者小穗轴的节间缩得较短。第三,在花眉竹中有小穗基部的颖片具有叶片和叶鞘,其外形上还保持着叶的形态。这同时也说明了颖片和叶具有同源性。在融安黄竹与花巨竹中,小穗基部的两个颖片的形态与叶不同,说明它们处于进化阶段。根据上述比较,我们可以得出箬竹-牡竹类群小穗演化的趋势:小穗轴顶端无限生长演化为有限生长,节间较长演化为节间缩短,多小花逐渐减少至1-2朵小花。颖片具叶外形演化为不具叶外形。花巨竹和融安黄竹这样的类群无疑是小穗演化的中间类群,因为两者的小穗结构比较接近,小穗结构的比较结果支持Holttum(1958)把箬竹属、牡竹属和巨竹属归于同一类群,而牡竹属和巨竹属的关系最近。

3.2 小花的发育及演化

禾本科小花的形态结构也是一个颇具争议的话题,主要是有关外稃、内稃、鳞被是否是花被成员的问题。比较经典的有4种说法:一是认为禾本科的花为双被花,例如,Jussieu(1789)认为外稃、内稃是花萼,鳞被是花冠,而且认为禾本科的花基本上是三基数的。Schuster(1910)称内稃代表着两个愈合的萼片,鳞被代表着花瓣。二是单被花,Arber(1934)、Bonnett(1953)、Troll(1957)和Clifford(1961)认为内稃是先出叶,鳞被是花被。三是无被花,Percival(1921)、Pilger(1939)、Emberger(1960)以及Petrova和Tsvelev(1974)认为禾本科的花是无被花,内稃是先出叶,鳞被是附属结构或托叶。四是假单花,Barnard(1957)、Surkov(1961)、Maze等(1971)以及Daniel和Shah(1971)认为禾本科的花代表着一个高度分化的分枝系统,颖片、外稃和内稃是叶状结构,雄蕊是简化的分枝,鳞被则是叶或分枝。Clifford(1986)认为禾本科的小花是无花被或是假单花。Stapleton(1997)提出竹亚科的真正小花至少应该是从鳞被开始。

融安黄竹小花发育的过程是:内稃原基→雄蕊原基→雌蕊原基。Payer(1857)观察到内稃在发育早期顶端具有2个裂片,推测内稃是双起源的。融安黄竹的内稃在发生上由彼此独立的两个突起形成,这两个突起随着发育逐渐愈合,这证实了Payer(1857)提出的内稃是双起源的说法。内稃生长缓慢,质地柔软,至果实成熟时,质地变厚变硬,与外稃一起包裹果实。外稃和内稃质地和起源不同,外稃质地较厚较硬,它的发生早于小花原基的发生,所以它不应该是小花成分。内稃质地膜质柔软,起源于小花部分,是小花的成分,在发育早期顶端具有两个裂片,类似于某些单子叶植物的佛焰苞的发生,它具有花的苞片的性质,也不是花被成分。至于雄蕊,Arber(1934)认为雄蕊是成轮的,每轮3个。Weir和Dale(1960)、Surkov(1961)等学者认为雄蕊是不成轮的。但从本文的观察看,融安黄竹的雄蕊在发生上是近两轮的,每轮3个,我们看到的成熟的小花雄蕊不成轮,可能是由于发

育过程中空间位置受到限制造成的。花眉竹、花巨竹和融安黄竹雄蕊都是6枚, 在竹亚科中是较原始的。雌蕊直接由小花原基中央的剩余部分分化而成, 其发育的形态与它所处的空间位置有关。花眉竹雌蕊柱头羽状三裂, 花巨竹和融安黄竹柱头单一, 显得极为简化。在融安黄竹小花发育的整个过程中, 未观察到鳞被原基的发生。所以本文不能证实鳞被是否是花被成分。竹亚科亲缘关系最近的这两个类群箬竹类群和牡竹类群中, 箬竹属大多数种的小花具鳞被, 而在巨竹属和牡竹属的种中, 鳞被2或1或未见。花眉竹鳞被明显为3, 其中1个与另2个不等大。融安黄竹与花巨竹鳞被未见, 意味着鳞被数目从基本3个逐渐退化为2或1个, 最后消失。在多数情况下, 内稃被当作是先出叶, 鳞被是花被。在没有鳞被的融安黄竹中, 我们完全可以认为它的小花是无花被的, 雄蕊和雌蕊包裹在内稃之内。花眉竹果为颖果, 具腹沟, 花柱和柱头宿存。融安黄竹果为坚果状颖果, 腹沟不明显, 花柱和柱头也宿存。无论是从小穗结构还是小花结构, 融安黄竹都表现出较为进化的特征。

致谢 本文解剖实验在中国科学院华南植物园植物生理实验室完成, 得到陈贻竹研究员、贾效成博士的帮助, 特此致谢!

参 考 文 献

- Arber A. 1934. The Gramineae: A Study of Cereal, Bamboo, and Grass. Cambridge: Cambridge University Press.
- Barnard C. 1957. Floral histogenesis in the monocotyledons. 1. The Gramineae. Australian Journal of Botany 5: 1–20.
- Bonnett O T. 1953. Developmental morphology of the vegetative and floral shoots of maize. University of Illinois Agricultural Experimentation Bulletin 568: 1–47.
- Clark L G. 1998 (2004-12-20). A reevaluation of the bamboo inflorescence. In: Annual Meeting of the Botanical Society of America. <http://www.ou.edu/cas/botany-micro/bsa-abst/section13/abstracts/12.shtml>.
- Clifford H T. 1961. Floral evolution in the family Gramineae. Evolution 15: 455–460.
- Clifford H T. 1986. Spikelet and floral morphology. In: Soderstrom T R, Hilu K W, Campbell C S, Barkworth M E eds. Grass Systematics and Evolution. Washington D. C.: Smithsonian Institution Press. 21–30.
- Daniel P, Shah J J. 1971. Some aspects of floral histogenesis in Bajra (*Pennisetum typhoides* S. & H.). Annals of Botany 35: 373–387.
- Emberger L. 1960. Graminales. In: Chadeaud M, Emberger L eds. Traité de Botanique (système). Paris: Maisson & Cie. 2: 1074–1092.
- Holtum R E. 1958. The bamboos of the Malay Peninsula. The Gardens' Bulletin, Singapore 16: 1–135.
- Jin Z-L (金芝兰). 1958. Developmental morphology and histogenesis of reproductive structures of the millet, *Panicum miliaceum* L. I. Developmental morphology of the inflorescence and flower. Acta Botanica Sinica (植物学报) 3: 203–213.
- Jussieu A L. 1789. Genera Plantarum. Paris: Herrisant & Barrois. 3: 21, 23.
- Maze J, Dengler N G, Bohm L R. 1971. Comparative floret development in *Stipa tortilis* and *Oryzopsis miliacea* (Gramineae). Botanical Gazette 132: 273–298.
- McClure F A. 1934. The inflorescence in *Schizostachyum* Nees. Journal of the Washington Academy of Sciences 24: 541–548.
- McClure F A. 1966. The Bamboos: A Fresh Perspective. Cambridge: Harvard University Press. 82–143.
- Orr A R, Sundberg M D. 2004. Inflorescence development in a new teosinte: *Zea nicaraguensis* (Poaceae). American Journal of Botany 91: 165–173.
- Payer J B. 1857. Traité d'Organogénie Végétale Comparée de la Fleur. Paris: Librairie de Victor Masson. 748.
- Percival J. 1921. The Wheat Plant. London: Duckworth. 3.
- Petrova L R, Tsvelev M S. 1974. Morphology and anatomy of fruits and seeds in the bamboo species *Melocanna bambusoides* Trin. and *Phyllostachys bambusoides* Sieb. et Zucc. Botanicheskiy Zhurnal 53: 1688–1703.

- Pilger R. 1939. Zur Morphologie des Ährchens der Gramineen. *Botanische Jahrbücher* 69: 401–418.
- Schuster J. 1910. Über die Morphologie der Grasblüte. *Flora* 100: 213–266.
- Soderstrom T R, Londoñ X. 1988. A morphological study of *Alvimia* (Poaceae: Bambuseae), a new Brazilian bamboo genus with fleshy fruits. *American Journal of Botany* 75: 819–839.
- Stapleton C M A. 1997. The morphology of woody bamboos. In: Chapman G P ed. *The Bamboos*. London: Academic Press. 251–267.
- Surkov V A. 1961. Ontogeny and morphological nature of floral parts in the grasses. *Botanicheskiy Zhurnal* 46: 1134–1143.
- Troll W. 1957. *Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie*. Jena: Fischer. 2: 420.
- Weir C E, Dale H M. 1960. A developmental study of wild rice, *Zizania aquatica* L. *Canadian Journal of Botany* 38: 719–739.
- Zhu C (朱澂), Wang F-X (王伏雄). 1953. Developmental morphology of *Setaria italica* (L.) Beauv. I. Inflorescence development. *Acta Botanica Sinica (植物学报)* 2: 421–430.